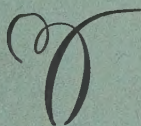


dir Montpellier 1967

Georges BOUX

Recherches cytologiques, cytogénétiques
et cytotaxonomiques
sur les Coléoptères « Carabidae » Latreille, 1806
(Jeannel, 1941)



IMPRIMERIE M. DECLUME
LONS - LE - SAUNIER

1967

RECHERCHES CYTOLOGIQUES, CYTOGÉNÉTIQUES
ET CYTOTAXONOMIQUES
SUR LES COLÉOPTÈRES CARABIDAE LATREILLE, 1806
(JEANNEL, 1941).

PAR

Georges BOUX (1).

Dans l'immense ordre des Coléoptères, les Adéphages, en général, et les Carabiques, en particulier, sont définis par une stabilité structurale ou éthologique certaine, à l'origine du peu d'intérêt que leur ont porté les biologistes jusqu'à ces dernières années. Limitées aux *Carabidae* (dans le sens que donne JEANNEL à la famille), les recherches entreprises concernent la cytologie de la spermatogenèse, l'évolution caryologique, l'ensemble des données étant repris dans une discussion finale sur les problèmes de parenté entre les divers Insectes étudiés.

I. — Cytologie générale de la spermatogenèse.

1°) L'APPAREIL GÉNITAL MÂLE.

Les particularités structurales et fonctionnelles des organes reproducteurs mâles des *Carabidae* ont été indiquées dans une publication antérieure (BOUX, 1967).

a) *Organisation testiculaire*. Dans la famille, le testicule offre un remarquable exemple d'évolution morphologique, essentiellement au niveau des *Carabidae*.

b) *Tractus génital*. Trois zones caractérisées peuvent être définies dans le canal déférent : une zone nutritive à paroi simple, une zone formatrice des spermatophores avec poussée de crêtes glandulaires, une zone d'accumulation des spermatophores (vésicule séminale), renflée ou non. La glande annexe, dotée d'une puissante enveloppe musculaire double, a comme rôle d'expulser le sperme au moment de l'accouplement.

c) *Spermatophores*. Ceux-ci ont une structure différente dans les deux groupements taxonomiques retenus, *Carabidae* (spermatophore en écaille) et *Cychritae* (spermatophore en filament).

(1) Cet article est le résumé d'une Thèse de Doctorat d'Etat ès-Sciences, mention Sciences Naturelles, soutenue devant la Commission d'Examen de la Faculté des Sciences de l'Université de Montpellier, le 25 Mai 1967, N° d'enregistrement au C.N.R.S. AO 1751.

2°) LA SPERMATOGENÈSE TYPIQUE.

a) *Fonctionnement du testicule*. A l'éclosion, le jeune imago présente toutes les étapes de la lignée spermatogénétique. Par la suite, l'étendue des diverses structures est soumise à d'importantes variations imputables à la saison (cycle saisonnier) ou à l'âge de l'Insecte (amenuisement progressif de la potentialité génératrice du germa-rium). Des périodes successives d'intense prolifération cellulaire (printemps - été) et de repos subtotal (automne - hiver) définissent la spermatogenèse des *Carabidae*.

b) *Déroulement de la spermatogenèse*. La spermatogenèse des Carabes présente des caractères particuliers et d'autres communs à l'ensemble des Coléoptères : organisation du germa-rium, structure en cystes où l'agencement cellulaire est progressivement atteint, constance du synzesis diploténique, fréquence des chiasmas voisine de 1... L'élément le plus caractéristique est cependant la longue phase de quiescence intercinétique qui sépare les deux divisions réductionnelles et semble se substituer au repos diploténique, plus commun.

c) *Spermiogenèse*. A l'origine, la jeune spermatide est marquée par des remaniements d'ordre nucléaire affectant la répartition de la chromatine : stade en croûte, stade en calotte, stade pycnotique. En fin de spermiogenèse, dérivés mitochondriaux et flagelle se disposent latéralement au noyau, paraissant tirés vers l'avant par le centriole qui suit l'acrosome dans son mouvement ascensionnel vers l'extrémité antérieure de la cellule. Dans les spermatozoïdes mûrs, les images les plus favorables confirment la position anormale de ces organites et leur insertion antérieure sur le centriole. Les données optiques précédentes sont précisées par le travail de WERNER (1965) sur l'ultrastructure des spermatides de *Cicindela campestris* (Coléoptères *Caraboidea Cicindelidae*) et il est permis de penser que ces remarquables structures affectent également de nombreux autres Carabiques.

3°) DÉRÈGLEMENT DE LA SPERMATOGENÈSE.

a) *Dégénérescence cellulaire*. Ces aspects ont également été décrits antérieurement (BOUX, 1962). L'extrême fréquence de la dégénérescence (tous les individus de toutes les espèces sont touchés) au cours de la spermatogenèse est le fait essentiel à retenir : elle frappe les éléments sexuels soit en début ou en cours d'évolution (dégénérescence cystaire), soit en fin de lignée germinale (dégénérescence des spermatozoïdes). A l'origine, les cystes sont marqués par des rétractions et des fusions cellulaires (pynose et caryolyse) amenant la constitution d'une sphérule poussiéreuse, à contour régulier. Il n'est pas sans intérêt de comparer l'involution cystaire avec un processus similaire affectant, en début d'ovogenèse, les rosettes ovariennes : l'origine profonde de tels troubles est à rechercher dans des altérations nucléaires des gonies-mères, altérations s'exprimant à échéance plus ou moins brève et expliquant leur répartition ; dans

le cas de la lignée mâle, le rapprochement avec les phénomènes atypiques en découle. Enfin, accordons un sens trophique à ce type de dégénérescence, ainsi qu'en témoignent les importantes figures de corrosion des composants en voie de régression.

Très rarement et pour une raison non expliquée, les spermatozoïdes mûrs (chez *Chrysocarabus auronitens* et *Eutelocarabus alysidotus*) sont frappés d'une pycnose nucléaire totale, aboutissant à l'édification d'une minuscule boule chromatique de moins de un micron de diamètre.

b) *Spermatogenèse atypique*. Chez les *Carabidae*, la spermatogenèse atypique se manifeste par la formation, à tous les niveaux, d'éléments polypyrènes ou polynucléés, pouvant se répartir en trois catégories : doubles, quadruples, d'ordre supérieur. Ces aspects sont tout à fait comparables aux structures décrites par MULNARD (1951) chez *Acanthoscelides obtectus* SAY (Coléoptères *Bruchidae*). Cependant, l'importance quantitative du phénomène et, surtout, quelques caractères originaux sont, chez les Carabes, à la base d'informations nouvelles sur la progression de telles cellules atypiques.

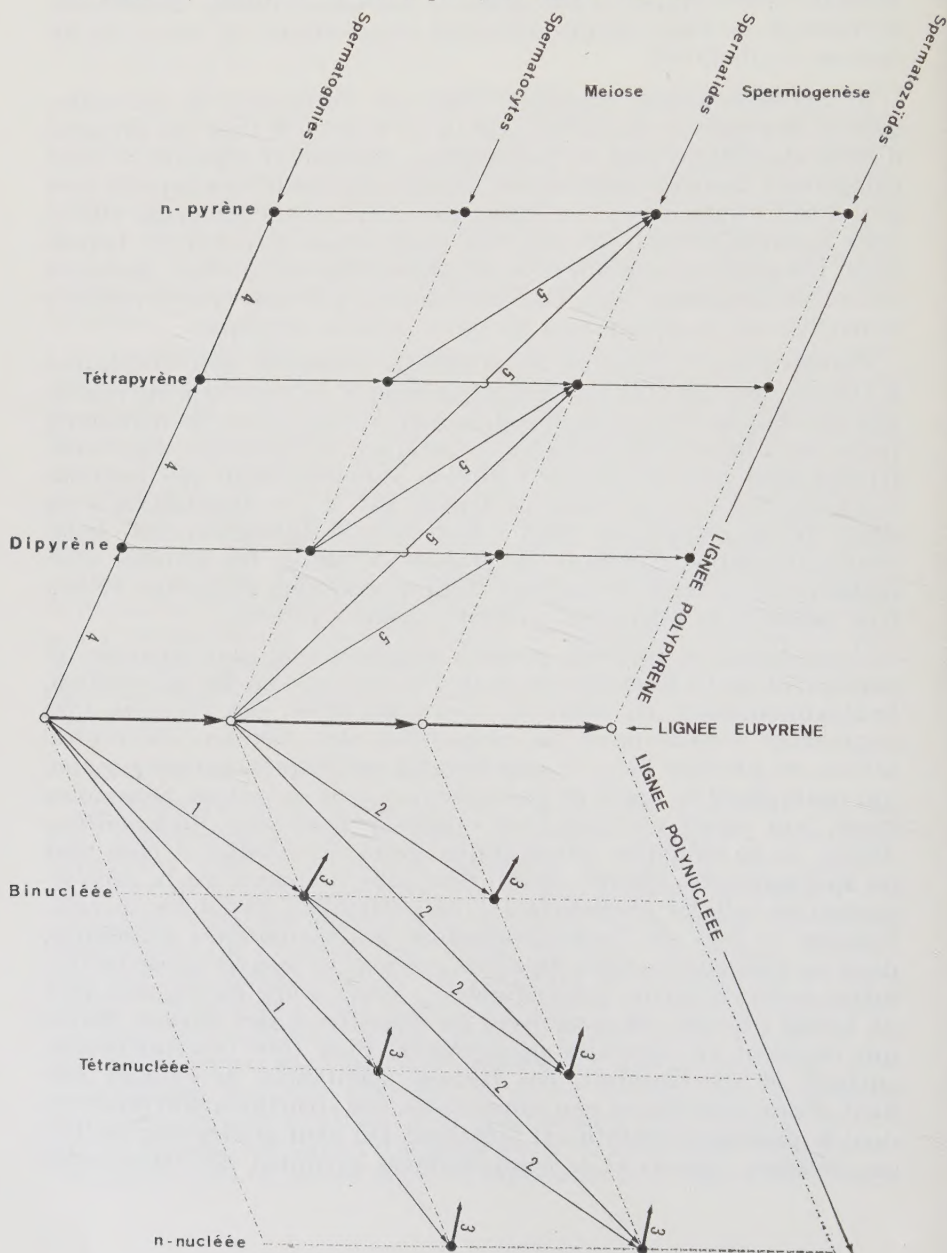
Comme chez *A. obtectus*, la tératologie germinale doit s'expliquer à l'origine par un trouble endopolyplœidique de certaines spermatogonies, dérèglement se manifestant par ailleurs dans de nombreux tissus de l'Insecte (polyplœidie somatique). Les cellules dipyrènes, tétrapyrènes et polypyrènes s'édifient successivement par endomitoses répétées ou non ; dans ce dernier cas, il y a stabilisation à un degré fixe de polyplœidie. Déjà, il faut faire la distinction entre *holoatypie* (évolution atypique généralisée à toutes les cellules d'un même cyste, la taille des noyaux étant inversement proportionnelle à leur nombre) et *oligoatypie* (cellules géantes isolées).

Cependant, ces troubles goniaux originels sont peu répandus et expliquent mal l'intensité de la lignée atypique en fin d'évolution. Indépendamment, en cours de spermatogenèse, des facteurs font augmenter sensiblement la proportion des cellules aberrantes. Citons, en premier lieu, les avortements meiotiques, entiers ou non, qui multiplient le degré de polypyrénie ; ceux-ci restent néanmoins rares, leur rareté excluant tout rapprochement avec *Micromalthus debilis* où la réduction chromatique avorte en totalité et chez tous les spermatocytes (SCOTT, 1936). Bien plus fréquente est la *néo-formation de cellules plurinucléées* : en particulier, parmi les spermatogonies et lors de l'individualisation des membranes cellulaires, deux ou plusieurs noyaux diploïdes peuvent se trouver saisis en une même unité (éléments polyénergides) ; voués à une caryogamie plus ou moins précoce, ils conduisent en définitive à des noyaux géants qui évoluent en spermies polypyrènes. Plus tard (spermatocytes, surtout, et spermatides), des fusions spontanées de cellules édifient, d'une manière un peu comparable, des structures plurinucléées dont le processus évolutif est identique. On peut mettre en parallèle ces derniers aspects et le comportement germinal des Oligochètes

TABLEAU I.

Diagramme récapitulatif de la spermatogenèse atypique des Carabidae : évolution et interpénétration des différentes lignées.

Les flèches verticales matérialisent les évolutions directes. 1, formation de cellules plurinucléées. 2, meiose sans cytotidérèse. 3, caryogamie avec conversion dans la lignée polypyrène correspondante. 4, endomitoses. 5, avortements meiotiques partiels ou totaux.



Lumbricidae (*Allolobophora* : CHATTON et TUZET, 1943 ; TUZET, 1946) ou, plus près des Carabes, des Dictyoptères *Blattidae* (*Periplaneta americana* : RICHARDS, 1963).

En définitive, retenons donc que l'établissement et l'évolution de la spermatogenèse atypique des *Carabidae* semblent tirer leur origine de deux facteurs essentiels et d'importance égale :

— FACTEUR PRIMORDIAL : trouble endopolyploïdique de certaines spermatogonies avec constitution d'éléments géants, polypyrènes dès l'origine.

— FACTEUR TARDIF : en cours d'évolution et à tous les niveaux, néo-formation de cellules plurinucléées, suivie d'une caryogamie et d'une conversion en structures polypyrènes.

Au moins dans quelques cas, des différences structurales des produits finaux de la spermatogenèse (spermatides ou spermatozoïdes) permettent de les rattacher à tel ou tel facteur causal. Le tableau ci-contre matérialise la filiation et l'interpénétration des différentes lignées débouchant infailliblement sur des spermies géantes, mais à noyau unique.

c) *Conclusions : parenté profonde des deux phénomènes.* Excessivement répandus, les troubles spermatologiques (évolution atypique d'une part, processus dégénératif d'autre part) constituent, chez les *Carabidae*, une voie constante et d'apparence « normale ». Dégageons d'emblée la régression des spermatozoïdes dont l'origine reste inexpiquée et la lignée polynucléée due à des conditions spéciales de mécanique cellulaire (entre autres, cloisonnement tardif des gonies).

En se limitant aux cas de dégénérescence cystaire et aux structures polypyrènes géantes, plus répandus et suggestifs, la parenté est réelle et il paraît logique de leur attribuer une seule et même origine, à savoir altérations nucléaires et d'ordre cinétique des spermatogonies, avec deux éventualités :

+ si le dérèglement chromatinien affecte la gonie-mère du cyste, l'ensemble de celui-ci sera dévié à brève échéance de sa voie normale d'où, suivant le degré de l'altération, *holoatypie* ou *holodégénérescence*.

+ dans le cas d'un dérèglement tardif, seules quelques cellules du cyste seront touchées d'où *oligoatypie* ou *oligodégénérescence*. Holodégénérescence et oligoatypie sont les aspects les plus fréquents, ce qui semble logique.

II. — Cytologie comparée des Coléoptères *Carabidae*.

1°) STRUCTURES ET ÉVOLUTION CHROMOSOMIQUES.

a) *Les chromosomes des Carabidae.* Chez les *Carabidae*, les chromosomes sont actuellement connus dans 11 genres et 36 espèces, soit le vingtième environ des formes décrites. Ces acquisitions per-

mettent de saisir la filiation et le comportement chromosomiques dans la famille et la position de celle-ci par rapport aux contextes taxonomiques voisins.

Presque toutes les espèces sont dotées d'une garniture chromosomique identique ($2n \delta = 28$, $n = 13 + X$ ou Y), garniture qui est l'apanage, plus particulièrement, d'Insectes anciens ou archaïques (*Calosoma sycophanta*, *Archicarabus nemoralis*, *Chaetocarabus intricatus*...). Il est, dès lors, aisé de définir la condition primitive de la famille : « $2n \delta = 28$, $n = 13 + X$ ou Y ; autosomes massifs et globuleux, les deux plus gros éléments très développés et à attachement submédian, les autres métacentriques en général ; hétérochromosomes très inégaux, l' X allongé et métacentrique, l' Y petit et arrondi ; nombre fondamental supérieur à 50 ».

L'évolution chromosomique intrafamiliale se manifeste par une augmentation du nombre de base, connue dans le seul genre *Chrysocarabus*, et par une diminution, plus fréquente et touchant les genres *Carabus*, *Hemicarabus*, *Orinocarabus* et *Chrysocarabus*. A l'extrême, le cas des *Cychrus* ($2n = 23$) s'expliquerait par des fusions centriques et des inversions péricentriques répétées ; cette filiation est incertaine. Les variations numériques restent cependant restreintes, les *Carabidae* devant être considérés comme un ensemble caryologiquement très homogène.

En deçà des changements généraux communs à l'ensemble de la famille, l'étude des caryotypes conduit à la notion de réarrangements structuraux propres à chaque genre ; ces réarrangements se font dans des directions déterminées et sont surtout conséquents au point de vue morphologique. Les exemples les plus caractéristiques concernent les genres *Procrustes* (très nette tendance à la punctiformie) et *Chrysocarabus* (évolution parallèle des *Chrysocarabus sensu stricto* et des *Chrysotribax*).

Consécutivement à cette constance caryologique, les risques de polymorphisme chromosomique sont fort restreints. Des cas fréquents d'anisomorphie (inégalité de taille des autosomes de la première paire) se rencontrent dans de nombreuses espèces mais n'ont aucune incidence évolutive. Par ailleurs, les descriptions de KARPINEN (1956), concernant *Carabus granulatus*, *Carabus cancellatus* et *Archicarabus glabratus*, sont sujettes à discussion, sans qu'il soit actuellement possible de conclure. Plus probablement, la seule possibilité de polymorphisme chromosomique reste le complexe *Chrysocarabus-Chrysotribax* qui manifeste une tendance à l'augmentation du nombre primitif, celle-ci pouvant s'exprimer entre deux espèces ou à un niveau inférieur infraspécifique.

b) *Position de la famille dans la division des Caraboidea* (Tableau II). Les nombres chromosomiques des *Adephaga*, connus dans plus de 100 espèces, expriment un échelonnement des valeurs de 8 à 44. La garniture $2n \delta = 37$, $n = 18 + X$ est considérée comme primitive car elle groupe 26 % des Insectes recensés et affecte de nombreuses familles. En ne retenant que les divisions les mieux connues, deux éventualités se dégagent :

TABLEAU II.

*Lignées chromosomiques chez les Coléoptères.*Position des Carabidae dans le sous-ordre des Adep^haga et la division des Caraboidea.

2n	Souche	Sous-ordres	Divisions	Sections	Familles et sous-familles
40					
39					
38					
37		ADEPHAGA	Dytiscoidea (?) Caraboidea	Scrobifera Conchifera	Dytiscidae (?) Scaritidae Harpalae, Pterostae, Callistae
36					
35					
34					
33					
32					
31					
30					
29					
28					
27					
26					
25					
24					
23					
22					
21					
20	Archicoléoptère	HAPLOGASTRA HETEROGASTRA	Scarabaeoidea Phytophagoidea		
19					
18					

Diagram illustrating the chromosomal lineages of Carabidae within the suborder Adephaga and the division Caraboidea. The diagram shows the relationship between 2n values (18 to 40) and taxonomic levels (Souche, Sous-ordres, Divisions, Sections, Familles et sous-familles).

Key lineages and relationships shown:

- ADEPHAGA** (2n 37) branches into **Dytiscoidea** (?) and **Caraboidea**.
- Caraboidea** branches into **Scrobifera** and **Conchifera**.
- Scrobifera** leads to **Dytiscidae** (?).
- Conchifera** leads to **Scaritidae**, **Harpalae**, **Pterostae**, and **Callistae**.
- Caraboidea** also branches into **Balteifera** (?) and **Simplicia** (?).
- Balteifera** (?) leads to **Carabidae**.
- Simplicia** (?) leads to **Carabidae**.
- Carabidae** branches into **Carabitae** and **Cychritae**.
- Carabidae** also branches into **Stylifera** (?) and **Cicindelidae** (?).
- Stylifera** (?) leads to **Trechidae**.
- Cicindelidae** (?) leads to **Cychritae**.
- Archicoléoptère** (2n 20) branches into **HAPLOGASTRA** and **HETEROGASTRA**.
- HAPLOGASTRA** leads to **Scarabaeoidea**.
- HETEROGASTRA** leads to **Phytophagoidea**.

vers 2n = 8

+ *Dytiscoidea* : tendance marquée à l'augmentation du chiffre de base par rupture. Le nombre extrêmement réduit d'individus étudiés empêche toute conclusion ; des recherches sont actuellement en cours.

+ *Caraboidea* : par fusions centriques répétées (?), abaissement progressif de la formule chromosomique jusqu'à $2n = 18$, $n = 8 + \text{neo-X ou Y}$ (*Brachynus janthinipennis*, *B. cordicollis*, *Colliuris pennsylvanica*) et, sans intermédiaire, à $2n = 8$, $n = 3 + \text{X ou Y}$ (*Graphopterus serrator*). Nulle espèce ne se trouve au-delà de la limite supérieure pourtant occupée par le quart d'entre elles et la filiation des Carabiques illustre parfaitement la théorie d'*orthosélection chromosomique* de WHITE (1954), autrement dit « répétition dans les lignées évolutives du même type de réarrangements dans un chromosome puis dans les suivants ». On ne peut encore préciser si la liaison des *Caraboidea* à la souche des Coléoptères est de nature polyploïdique.

Parmi les *Caraboidea*, les diverses sections ont été inégalement prospectées et, en particulier, le comportement chromosomique des *Stylifera* et des *Balteifera* reste hypothétique, les chromosomes des *Isochaeta* (*Paussidae*) sont inconnus. Pour les autres, deux possibilités émergent :

+ Sections des *Scrobifera* et des *Conchifera*. Le nombre primitif est abondamment représenté. Ce conservatisme est particulièrement bien exprimé par la seconde section avec les *Harpalidae*, les *Pterostichidae* et les *Callistidae* ; ces trois familles sont caractéristiques d'une distribution en J avec, respectivement, 58,3 %, 50 % et 75 % d'espèces à structure chromosomique d'origine.

+ Section des *Simplicia*. Cette section est nantie d'un potentiel évolutif plus évolué. L'éventail de distribution est largement ouvert, chaque famille se stabilisant dans une zone étroite et caractéristique : Calosomes et Carabes à $2n = 28$; *Cychrus* (dont la parenté étroite avec les précédents est douteuse) à $2n = 23$; Cicindèles à $2n = 21-22$. Cette disparité chromosomique numérique met en relief l'hétérogénéité de la section et justifie la distinction *Simplicia-Limbata*, aujourd'hui délaissée.

2°) ETUDE CYTOMÉTRIQUE DES SPERMATOZOÏDES.

Le critère chromosomique est peu discriminatif chez les *Carabidae* et des facteurs de complément sont nécessaires dans la recherche des parentés cytologiques. L'application de la méthode statistique aux têtes chromatiques des spermatozoïdes justifie la création d'un *facteur cytotauxonomique spermique* dont le niveau d'intervention se limite au genre et qui, dans tous les cas, vient en soutien des garnitures chromosomiques, celles-ci préalablement déterminées.

Accessoirement, cette méthode d'investigation permet de résoudre le problème de la *dimégalie des spermatozoïdes* chez les Insectes (existence de deux populations de spermatozoïdes notablement diffé-

rentes par la taille et se traduisant, sur graphique, par des courbes de distribution bimodales) : déjà définie, l'endopolyploidie est seule mise en cause car elle entraîne la formation de gamètes de taille supérieure et parfois difficiles à différencier. En se limitant à l'exemple des *Carabidae*, le terme de *polymégalie* serait d'ailleurs plus juste : il n'y a en effet aucune raison d'exclure des graphiques les spermatozoïdes tétrapyrènes et polypyrènes, la distribution prenant alors l'allure d'une courbe plurimodale dont les modes successifs ont une fréquence décroissante vers la droite. Il faut cependant dégager l'hétérogénéité des ensembles testés, ensembles qui proviennent en fait de populations hautement distinctes par leur source.

3°) ETUDE CYTOPHOTOMÉTRIQUE DES NOYAUX SPERMATIDIENS. TENEUR RELATIVE EN ADN.

Bien qu'à un stade préliminaire, l'analyse cytophotométrique conduit à deux importantes remarques :

+ Les *Cychnus* ont une teneur en ADN environ deux fois plus élevée que celle des espèces de la sous-famille des *Carabinae*, teneur que l'on peut associer, en partie, à une dimension plus forte des noyaux spermatiques et des chromosomes.

+ Le groupement « Calosomes-Carabes » est remarquable par son uniformité : à partir d'une valeur ancestrale (à rapprocher de celle de *Calosoma sycophanta*), les faibles variations enregistrées sont à mettre au compte de remaniements chromosomiques non identifiants par les méthodes cytologiques usuelles (duplications ou délétions). Les divers caryotypes sont étroitement similaires, même si les différences gardent une signification statistique (test *t* de Student-Fisher).

4°) CARACTÈRES CYTOLOGIQUES SANS VALEUR ABSOLUE. FRÉQUENCE DES DÉRÈGLEMENTS CELLULAIRES.

L'évaluation quantitative des dérèglements spermatogénétiques est un problème délicat car certaines variations possibles d'ordres géographique, physiologique et génétique ne doivent pas être dédaignées. Pour pallier à ces difficultés, de très nombreux individus, sacrifiés dès leur capture, ont été impliqués dans les calculs ; dans ce cas et l'abondance des Insectes le permettant, on peut conclure à une certaine constance spécifique des images tératologiques ; cette constance étant toute relative, seuls les cas bien tranchés seront pris en considération dans la recherche des affinités.

En premier lieu, les confrontations conduisent à la notion d'espèces hyperatypiques et hyperdégénérantes dont les meilleurs exemples sont fournis par *Chrysotribax hispanus*, *Hadrocarabus macrocephalus* et *Eutelocarabus arvensis*. Chez les Calosomes seuls, la dégénérescence semble limitée aux zones spermatogoniales (nombreux points d'oligodégénérescence). Retenons enfin la position marginale des *Cychnus* qui se distinguent une nouvelle fois de l'ensemble par l'extrême réduction des cas de tératogénèse cellulaire.

III. — Cytologie et spectation chez les *Cicobulæ*. Recherche des affinités.

1° CARACTÈRES COMMUNS À L'ENSEMBLE DES INSECTES ÉTUDIÉS.

Dans le cadre de nos recherches, les *Cicobulæ* peuvent être définies par les structures anatomiques et cytologiques suivantes :

- testicule « tubuleux ».
- spermatophores d'aspect toujours simple
- existence d'un cycle spermatogénétique d'ordre succédané.
- long repos intercinétique entre les deux mitoses réductionnelles.
- spermatocytose à son maximum caractérisée par la juxtaposition latérale du noyau, du flagelle et des dérivés mitochondriaux.
- développement spermatogénétique dégressif et atypique fréquent.

Le groupement de genres communs n'est pas le résultat d'une homogénéité stricte de la famille. Au contraire, quelques caractères sont la propriété de l'ensemble des *Adaptages* et doivent être interprétés comme des indices de convergence ou, mieux, de parenté lointain. De plus, le critère taxinomique conduit à l'inverse de ce qui concerne les *Cyobius*.

2° CARACTÈRES DISTINCTIFS — POSITION SYSTÉMATIQUE DES CYOBUS.

Dans notre schémisme, les *Cyobius* s'écartent par une suite de structures spéciales ou évolutives :

- peloton testiculaire relâché, en « ressort à boudin ».
- vésicule séminale différenciée.
- spermatophore en filament.
- spermatozoïde à tête relativement « large ».
- réduction externe des dérivés mitochondriaux.
- le karyotype très distinct $2n = 44, n = 22 + X$, autosomes de taille élevée.
- teneur en ADN du noyau spermatique très forte.

Ces particularités conduisent à reconsidérer les liens de parenté entre *Cyobius* et *Cicobulæ*. Définis par l'écartement des branches mitochondriales et la brièveté des styles de l'organe copulateur, les *Cyobius* s'écartent en outre des *Cicobulæ* par maints caractères exclus ou très rares, auxquels quelques détails originaux des genitalia femelles ajoutent leur poids : absence de plaques vaginales caractéristiques, disposition de la tressette postéro-ventrale et des macrochaetes sur les gonapophyses. Dans un ensemble cylogénétique aussi homogène que la famille envisagée, les *Cyobius* constituent, en fait, une branche très à l'écart et d'importance indéniable. Dans les circonstances actuelles, avec l'appui des données cytologiques, nous sommes conduit à les considérer comme formant une famille

indisputable and irrefragable

for the duration of the study. The authors have nothing to disclose.

continued to be a factor which kept the effect of stress on the immune system at a level which prevented the development of disease.

Journal of Management Education, Vol. 26 No. 7, December 2002
DOI: 10.1177/0095687402238611

c) *Spéciation dans le sous-genre Archicarabus*. Les caractères cytologiques sont ici formels, *nemoralis* et *monticola* sont deux bonnes espèces : affinement sensible du génome chez *monticola*, variation de longueur des têtes spermatiques de l'ordre de 7 % sont les principales divergences.

d) *Spéciation dans le genre Chrysocarabus*. La cytologie confirme les données de PUISSEUR (1964), à bases mixiologique et morphométrique :

- Parenté des *Chrysotribax* et des *Chrysocarabus* : celle-ci est mise en valeur par un comportement chromosomique parallèle, en nombre et en structuration. La longueur des spermatozoïdes, l'intensité des foyers de dégénérescence cystaire les séparent, tout comme ils sont dissociés par le critère mixiologique.

- *Dysmictocarabus solieri* : sa position marginale est confirmée par des particularités caryologiques et une taille notablement plus élevée des têtes spermatiques.

- *Chrysocarabus lineatus* : le critère cytologique plaide en faveur de la réunion des formes *lineatus* et *lateralis* en une seule et même espèce (identité des caryogrammes, longueur égale des têtes spermatiques...).

- Liens entre *Chrysocarabus auronitens* et *Chrysocarabus punctatoauratus* : ces deux Insectes sont en contact étroit sous tous les aspects, morphologie et cytologie. La comparaison avec les *Megodontus* ne dépasse pas ce stade structural : *auronitens* et *punctatoauratus* refusent de s'hybrider au-delà de la première génération. Les deux espèces, séparées de fraîche date, ne supportent actuellement aucun critère différentiel et répondent bien à la définition que donne WHITE (1954) des *siblingspecies* : avec le temps, l'opposition, encore d'ordre génique, pourra perturber les faciès morphologique et, peut-être, cytologique.

IV. — Conclusions générales.

Au cours de la spermatogenèse, les *Carabidae* se distinguent de la masse des Coléoptères par plusieurs caractères fondamentaux : longue phase de quiescence intercinétique qui sépare les deux divisions de la méiose, mais encore modalités de la spermiogenèse qui conduit à un spermatozoïde filiforme, à structure singulière. Mais, c'est surtout par l'intensité des dérèglements spermatologiques : dégénérescence et atypisme, jusqu'alors méconnus, que les Carabes méritent un intérêt tout particulier ; leur importance quantitative, leur processus évolutif laissent à penser qu'ils sont provoqués, en majorité, par des altérations caryocinétiques de certaines spermatogonies.

La variabilité cytogénétique à l'échelon familial est réduite : la filiation se manifeste surtout par des reconversions structurales, certaines spectaculaires. Ces données caryologiques ont permis d'éclaircir quelques problèmes de parenté ou de spéciation concernant les

Insectes étudiés. Le critère chromosomique, non discriminatif, est étayé, dans les confrontations, par d'autres aspects : application de la méthode statistique à la longueur des têtes des spermatozoïdes, teneur en ADN et, moins affirmatif, fréquence des dérèglements cellulaires. A tout moment, lors de ces discussions parentales, un large appel est fait aux contributions antérieures de façon à établir nos conclusions sur un maximum de critères : dans de telles recherches, aucun facteur n'est prioritaire et la lumière se fait au contact de l'ensemble, l'apport cytologique étant fort instructif. Par les horizons nouveaux que dévoilent la génétique, la morphométrie et, maintenant, la cytologie, la spéciation chez les *Carabidae* est à reconsidérer, l'addition des critères éthologiques et sérologiques pouvant s'envisager. Dans un proche avenir, nous nous proposons d'élargir l'éventail de ces résultats à l'ensemble des Carabiques d'abord, des Adéphages ensuite.

RÉSUMÉ.

Ce travail, résumé d'une thèse consacrée à la cytologie des Coléoptères *Carabidae*, comprend deux grandes parties : étude de la spermatogenèse (appareil génital mâle, spermatogenèse typique, dérèglements cellulaires : dégénérescence et spermatogenèse atypique) et cytologie comparée de la famille (évolution chromosomique, cytométrie des spermatozoïdes, cytophotométrie, fréquence des dérèglements cellulaires). L'ensemble est repris dans une discussion finale où sont évoqués quelques points de cytotaxonomie.

SUMMARY.

Cytologic, cytogenetic and cytotaxonomic studies on the Coleoptera *Carabidae*, Latreille, 1806 (Jeannel, 1941).

This work, the summary of a thesis devoted to the cytology of Coleoptera *Carabidae*, is divided into two main parts i. e. a study of the spermatogenesis (male genital apparatus, typical spermatogenesis, cell disorders such as degeneration and atypical spermatogenesis) and the comparative cytology of the family (chromosomal evolution, cytometry of spermatozoa, cytophotometry, frequency of cell disorders). The whole study is resumed in a final discussion in which a few points of cytotaxonomy are evoked.

*Laboratoire de Zoologie, Prof. O. Tuzet, Faculté des Sciences,
34 - Montpellier.*

AUTEURS CITÉS (1).

Bouix, G. (1962). — Phénomènes de dégénérescence dans les organes sexuels des Carabes. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 87, 139-150.

(1) Pour la bibliographie détaillée, se reporter au mémoire original.

- BOLIX, G. (1966). — Particularités structurales et fonctionnelles de l'homéostase métabolique chez les Coléoptères Carabidae. *Proc. Ann. Ent. Fr.*, 91, 353-365.
- BRUNNEN, E. (1941). — *Flora der Provinz Böhmen*. Coleopterologische Untersuchungen. (Prag, Leipzig, 1941).
- KARSTEN, E. (1961). — Über die Chromosomenverhältnisse bei Spermatogenese bei einigen Carabiden-Arten (Coleopt., Carab.). *Ann. Ent. Fr.*, 86, 77-78.
- KLEIN, J. (1964). — Spontane karyotaktische und karyotypische Differenzierung bei *Drosophila melanogaster*. *Proc. Ann. Ent. Fr.*, 89, 11-12, 163-224.
- MICHAUD, J. (1931). — La spermatogenèse double d'*Elaphidionides abnormis* Say (Coleopt., Elaphidionidae). *Ann. Sci. Nat. Ent. Belg.*, 82, 369-437.
- PISSONIER, F. (1964). — Recherches sur la génétique des Carabes (Elaphidionidae et Chlaeniidae). Thèse Fac. Sciences Montpellier, Paris, Masson, 1-288.
- SMITH, A. G. (1962). — *Animal Specie in the Eocene of Texas*. *Mem. Am. Mus. Nat. Hist.*, 12, 1-100.
- SPER, A. (1936). — Haploidy and aberrant spermatogenesis in a *Chrysomelid* *Chrysomelid*. *J. Morph.*, 39, 100.
- THOM, H. (1941). — Sur la spermatogenèse d'un type des Carabidae. *Ann. Ent. Fr.*, 86, 166-168.
- WILSON, E. (1966). — Beitrag zur Karyotypanalyse des *Chlaeniidae* *Carabus* L. (Coleopt.). *Chromos.*, 18, 167-170.
- WILSON, G. (1963). — Untersuchungen über die Spermatogenese bei *Saundersia* (*Chlaeniidae* *Carabus* L.). *Zeit. Zell. Mikrosk. Anat.*, 68, 263-272.
- WILSON, M. J. D. (1964). — *Animal cytology and evolution*. London and New York, Cambridge Univ. Press, 2^e ed., 1-411.



IMPRIMERIE M. DECLUME, LONS-LE-SAUNIER.

